

UEBER DIE BEZIEHUNGEN
DES
ANATOMISCHEN BAUES DER ASSIMILATIONSORGANE
ZU KLIMA UND STANDORT,
MIT SPECIELLER
BERÜCKSICHTIGUNG DES SPALTÖFFNUNGSAPPARATES.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

BADISCHEN ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT

ZU

FREIBURG IN BADEN

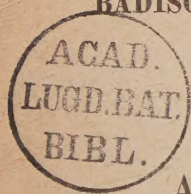
VON

ALEXANDER TSCHIRCH

AUS GUBEN.

1880
HALLE ^A/S.,

GEBAUER-SCHWETSCHKE'SCHE BUCHDRUCKEREI.



SEINEM

HOCHVEREHRTEN LEHRER

HERRN

PROFESSOR S. SCHWENDENER

ALS

ZEICHEN DER DANKBARKEIT.

Bevor ich zu der vergleichend-anatomischen Betrachtung des Spaltöffnungsapparates, als desjenigen Theils des Blattes, den ich speciell zu berücksichtigen gedenke, übergehe, möchte ich einige Worte über die im Folgenden gebrauchte Terminologie vorausschicken, was mir um Irrthümer zu vermeiden nothwendig erscheint. Ich habe wo irgend möglich die Einführung neuer Termini vermieden und, wo sie ausreichten, die bereits von anderen Autoren gebrauchten angewandt. Spaltöffnung oder Stoma nenne ich die beiden Schliesszellen (Porenzellen Mohl's) zusammengenommen, Nebenzellen dagegen die Hilfsporenzellen Strassburger's; Athemböhle, Vorhof, Hinterhof werden in der gewöhnlichen Weise gebraucht*). Die „Vorhofsspalten“ Mohl's**) nenne ich, da es in vielen Fällen

*) Prantl, Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. Flora 1872, p. 307.

**) Welche Ursachen bewirken das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen. Bot. Zeit. 1856, p. 701.

keine Spalte, sondern eine ovale bis elliptische Oeffnung ist: Vorhofseingangsöffnung oder „Eisodialöffnung“*), ebenso die Hinterhofsspalte: Hinterhofsausgangsöffnung oder „Opisthialöffnung“**), dagegen soll die eigentliche Spalte, da es wirklich eine Spalte ist, mit dem Namen „Centralspalte“***) bezeichnet werden. Die auf dem Querschnitt als Hörnchen erscheinenden Ringleisten, die die Eisodial- und Opisthialöffnung oft wallartig umgeben, werde ich „äussere resp. innere Cuticularleisten“ nennen, da sie ohne Ausnahme mehr oder weniger stark kutikularisirt sind, ja oft ganz aus Cuticula bestehen. Bei den vertieften Spaltöffnungen soll der die Vertiefung der Spaltöffnung hervorbringende, früher als Trichter bezeichnete, äussere Raum mit dem Namen „äussere Athemhöhle“†) belegt werden (Fig. 4, 11, 16 u. and. t.), und unterscheide ich schalen-, cylinder-, krug- und trichterförmige Vertiefungen, Ausdrücke, welche weiter unten erklärt werden sollen. Bei der krugförmigen Vertiefung wird der über die Epidermis als Wall hervortretende Krugrand als „Ringwall“, bei der trichterförmigen soll derselbe als „Ringleiste“ bezeichnet werden, da er im ersten Falle abgerundet (Fig. 10. 16 k.), im zweiten mehr oder weniger zugespitzt ist (Fig. 21, 23 d). Die Ausgangsöffnung der äusseren Athemhöhle will ich in beiden Fällen, sowie auch bei der cylindrischen Vertiefung „Wallöffnung“ nennen (Fig. 4, 16, 21 w.). Als „Spaltöff-

*) Von *εἰσόδος*, der Eingang.

**) Von *ὀπισθία*, die Hinterthür abgeleitet.

***) vide Tafel. Fig. 4, 7, 10, 13 s.

†) Schon von Krauss in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. IV, p. 320 und Sanio in Linnaea XXIX (1857/58), p. 390 angewendeten Bezeichnung.

nungsapparat“ schliesslich soll alles das bezeichnet werden, was an der Bildung*) der Spaltöffnungen, nebst ihren Vertiefungen theilnimmt; Ausdrücke, die ich z. Th. schon in einer früheren Arbeit**) angewendet habe.

Wenn man die feineren anatomischen Strukturverhältnisse in's Auge fasst, so lässt sich auf rein anatomischer Grundlage folgendes System des Spaltöffnungsapparates aufstellen.

I. Die Spaltöffnungen münden direkt, oder mittelst der Wallöffnung in das umgebende Medium.

A. Die Athemböhle besitzt keine besonderen Schutzeinrichtungen.

I. Stomata in der Höhe der Epidermis oder über diese emporgehoben, die Nebenzellen betheiligen sich an der Bildung des Spaltöffnungsapparates nicht: Unvertiefte Spaltöffnungen.

1) Cuticularleiste***) wenig entwickelt, Stomata über die Epidermis emporgehoben.

Typus 1. Farn, *Pomaderis phyllicifol.* (Fig. 2) †).

*) Unter „Bildung“ soll jedoch nicht etwa die Entwicklungsgeschichte verstanden sein. Diese ist in der folgenden Arbeit nicht berücksichtigt, da die Betrachtung eine rein anatomische ist.

**) Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Spaltöffnungsapparates im Sitzungsberichte des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. XXII, p. 116.

***) Unter Cuticularleiste soll, der Kürze halber, nur die äussere Cuticularleiste gemeint sein, da diese allein als wesentlich hier in Betracht kommt.

†) Vergl. auch Strassburger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen in Pringsh. Jahrb. V. tab. 37, Fig. 51, 55.

2) Stomata im Niveau der Epidermis.

- a) Cuticularleiste wenig entwickelt. Typus 2: *Quereus pedunculata*.
- b) Cuticularleiste stark entwickelt. Typus 3: *Grevillea Hillii*.
- c) Cuticularleiste sehr stark entwickelt und emporgezogen. Typus 4: *Leucadendron decorum*. (Fig. 3, 8, 19).
- d) Cuticularleiste emporgezogen, in Folge dessen der Vorhof mehr oder weniger vertieft. Typus 5: *Eucalyptus dumos.**) u. and. (Fig. 12, 13, 14, 15).

II) Stomata unter das Niveau der Epidermis gedrückt, die Nebenzellen betheiligen sich an der Bildung des Spaltöffnungsapparates: Vertiefte Spaltöffnungen.

- 1) Die Cuticularseite einer oder mehrerer Nebenzellen wölbt sich nach aussen bogenförmig vor, die äussere Athemhöhle bildet ein Hohlkugelsegment: Schalenvertiefung. Typus 6: *Araucaria brasiliens*. (Fig. 5), *Olea europaea* (Fig. 7).
- 2) Die Einsenkung wird tiefer, die Wandungen der äusseren Athemhöhle bilden einen Hohleylinder: Cylindervertiefung. Typus 7**): *Pimelea decussata* (Fig. 4), *Stirlingia teretifol*. (Fig. 5).
- 3) Die Wallöffnung ist eng, die äussere Athemhöhle Innen erweitert und bildet einen Krug. Derselbe kann gebildet sein durch eine weitere Vorwölbung der Nebenzellen: Weiterentwicklung der Schalenvertiefung (Krug-

*) Darauf, dass diese Spaltöffnungen mit vertieften Vorhöfen bisher mit den echt vertieften verwechselt und zusammengeworfen wurden, habe ich schon anderwärts (l. c. p. 117) hingewiesen.

**) vergl. auch Strassburger l. c. Fig. 138, 142, 115.

vertiefung bei dünnwandiger Epidermis, Fig. 9) oder durch wallartig über die Epidermis nach Innen vorspringende ganze Epidermiszellen (Fig. 16) oder deren Wandverdickung (Fig. 4, 10) — Krugvertiefung bei dickwandiger Epidermis.

Krugvertiefung*).

a) Der Krug ist aussen nicht verschlossen: Typus 8.

b) Der Krug ist durch eine von beiden Seiten übereinandergreifende Membran (Aussenschicht) verschlossen: Typus 9: Restio diffusus**).

4) In der Höhe der Epidermis liegende Zellen senden stark kutikularisirte Wandfortsätze über die äussere Athemhöhle. Dieselben überragen die Epidermis meist umgekehrt trichterartig und bilden eine Ringleiste: Trichtervertiefung***). Typus 10. *Hakea suaveolens* (Fig. 23).

Der Trichter ist ein doppelter:

Typus 11. *Hakea cyclocarpa* (Fig. 21).

NB. An den Schliesszellen der vertieften Spaltöffnungen können selbstverständlich alle unter Typus 2—5 aufgeführten Verhältnisse ausser der Vertiefung noch auftreten. So bei Fig. 4, 7, 11.

B. Die Athemhöhle besitzt besondere Schutzeinrichtungen.

1) Die grosse Athemhöhle ist mit stark kutikularisirten Zellen ausgekleidet.

*) Als Unterabtheilung gehören hierher die krugförmigen Längsrinnen (vergl. Tabelle).

**) Pfitzer, Das Hautgewebe der Restionaceen. Pringsh. Jahrb. VII. tab. 37, Fig. 1.

***) Vergl. auch Mohl, die Spaltöffnungen der Proteaceen, verm. Schrift. tab. VII, Fig. 2, 5, 7, 12.

Typus 12. *Elegia nuda**).

- 2) Die kleine Athemböhle ist durch mechanische Zellen zum Theil verschlossen.

Typus 13. *Kingia australis***). *Xantorrhoea hastile* (Fig. 18).

II) Die Spaltöffnungen münden nicht direkt oder mittelst der Wallöffnung in das umgebende Medium.

- 1) Die Stomata liegen in mit Haaren ausgekleideten Krügen.

Typus 14. *Banksia****).

- 2) Die Stomata liegen in mehr oder weniger contractilen Längsrinnen (vorwiegend oder ausschliesslich an den Böschungen), die ebenfalls meist mit Haaren, (*Casuarina*, *Exocarpus*) oder doch wenigstens Ausstülpungen der Epidermiszellen ausgekleidet sind. (*Callitris Preissii*).

Typus 15. *Casuarina*. *Callitris Preissii*.

- 3) Die Stomata liegen auf der Unterseite einrollbarer Blätter.

a) Von Haaren unbedeckt. Typus 16.

b) Von einem Haarfilz bedeckt. Typus 17. *Correa speciosa*.

- 4) Die Stomata liegen auf der Oberseite einrollbarer Blätter in besonderen mit Haaren ausgekleideten Längsrinnen. Typus 18. *Stipa pennata*.

*) Pfitzer l. c. Fig. 7, 8, 11.

**) A. Tschirch, Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis* in den Sitzungsberichten des bot. Ver. d. Prov. Brand. 1881. Abhandlungen p. 11, tab. I.

***)) Vergl. Schleiden, Grundzüge der wissensch. Botanik. 4. Aufl. p. 198. Fig. 81.

Es sei alsbald erwähnt, dass die aufgestellten Typen selbstverständlich nicht scharf von einander zu trennen sind, wie ja in der Natur scharfe Grenzen überhaupt nicht bestehen. So finden sich namentlich Uebergänge von der Schalen- zur Krugvertiefung, sowie der letzteren zu der cylindrischen. Sodann giebt es auch Combinationen zweier. So stellt der Spaltöffnungsapparat der *Equiseta cryptopora* *) eine Verbindung der Schalen- und Cylindervertiefung dar: bei anderen finden wir dagegen Doppelcylinder (*Welwitschia mirabilis* **) oder wie bei Typus 11 (*Hakea cyclocarpa*) Doppeltrichter u. a. m.

Da die physiologische Bedeutung des Spaltöffnungsapparates in der Regulirung des Gasaustausches, besonders der Exhalation des Wasserdampfes, wie man jetzt allgemein annimmt, liegt ***), so leuchtet ein, dass die Verdunstungsgrösse des Blattes und mit ihr das Bedürfniss nach Wasser steigen wird, wenn der Bau der Spaltöffnungen die Communication mit der Atmosphäre erleichtert, dass sie aber auf der anderen Seite auf ein geringes Maass herabgemindert wird, wenn dieselben Schutzeinrichtungen besitzen. So werden die nach Typus 1 gebauten Spaltöffnungen der Verdunstung den meisten Vorschub leisten, weniger schon Typus 2, 3 und 4 und bei Weitem weniger Typus 5, während nun gar die vertieften Spaltöffnungen in der aufgeführten Reihenfolge eine Reihe, in ihrem Werth steigender, Schutzeinrichtungen repräsentiren, deren Effekt sich einfach schon aus der Betrachtung der Figuren 4, 5,

*) Duval-Jouve, histoire nat. des Equisetum de France. tab. V.

**) Solms-Laubach, Bot. Zeit. 1871. tab. VI, Fig. 20.

***) Unger, Anatomie u. Physiologie, p. 334. Czech, Ueber die Funktion der Stomata. Bot. Zeit. 1869, p. 801 u. and.

6, 7, 9, 10, 11, 16 ergibt und ableiten lässt, der aber ausser allen Zweifel gestellt wird, wenn man einen parallel zur Oberfläche des Blattes streichenden Luftstrom annimmt, der um so weniger die mit Wasserdampf gefüllte Atmosphäre der äusseren Athemhöhle durch trockne Luft ersetzen wird, je mehr sich der Typus des Spaltöffnungsapparates der Trichtervertiefung nähert. Die Schalenvertiefung repräsentirt somit die geringste, die trichterförmige die wirksamste Schutzeinrichtung. Ebenso springt der Werth der Anordnung der Spaltöffnungen in Krügen, Längsrinnen und auf der Unterseite einrollbarer Blätter für die Herabminderung der Verdunstungsgrösse durch obige Betrachtungsweise sofort ins Auge.

Dennoch entspricht die Grösse des physiologischen Werthes nicht ganz, Grad für Grad, dem obigen auf rein anatomischer Grundlage aufgebauten System, denn es ist klar, dass Typus 5 (Fig. 12—15), trotzdem er anatomisch streng von allen unter II aufgeführten Typen vertiefter Spaltöffnungen getrennt werden muss, doch physiologisch zum mindesten die Bedeutung des Typus 7, in den Fällen, wo der Vorhof sehr stark vertieft ist (Fig. 12—15) sogar die des Typus 10, der Trichtervertiefung, besitzen wird. Denn es ist für die physiologische Funktion des Organes offenbar absolut gleichgiltig, ob an der Bildung einer Einsenkung unter die Epidermis, als Schutzeinrichtung, nur die Schliesszellen, oder auch die Nebenzellen ganz oder theilweise theilnehmen.

Wenn die Form des Spaltöffnungsapparates das einzige Mittel wäre, womit die Pflanze sich gegen ein Uebermass von Verdunstung schützen könnte, so müsste man an der Hand des oben aufgestellten Systems entscheiden können, ob eine Pflanze befähigt ist, grosse Trockenheit

zu ertragen oder nicht. Doch ist dem nicht so. Vielmehr sind die Mittel, die die Natur anwendet den Organismus des Blattes zu schützen, sehr mannigfaltige und die Form des Spaltöffnungsapparates nur eines der vielen angewandten Mittel — wennschon ein ganz hervorragendes und wichtiges.

Bevor ich daher zu dem Nachweise, dass im Allgemeinen der Bau des Spaltöffnungsapparates den atmosphärischen Niederschlägen, die die Pflanze empfängt, und dem Feuchtigkeitsgehalt des Standortes angepasst ist — was Aufgabe des zweiten und dritten Theiles der Arbeit sein soll — will ich zunächst die anderen Schutzmittel aufführen, die wir von der Natur angewendet finden, die Pflanzen den Mangel an Feuchtigkeit ertragen zu helfen. Eins der vornehmlichsten dieser Schutzmittel liegt in der Struktur der Epidermis.

Einmal bietet eine starke Cuticularisirung der Aussenwände der Epidermiszellen, wie wir sie bei *Hakea pachyphyllos*, *Exocarpus*, *Leucopogon Cunninghami*, *Eucalyptus dumos.*, *amygdalin.*, *Epacris paludosa*, *Clivia nobilis*, *Melaleuca squarrosa* u. and. finden, einen erheblichen Schutz, da kutikularisirte Membranen weit schwerer für Wasserdampf permeabel sind, als aus reinem Zellstoff bestehende, und sodann wird Einlagerung von Kalkoxalatpartikelchen in die Membran wesentlich dazu dienen, die unter einer derartig gepanzerten Epidermis liegenden Zellkomplexe zu schützen, treten doch hier an die Stelle imbibitionsfähiger Membrantheile feste Körper, die Wasser nicht abgeben können. Die Frage, ob diese Schutzmittel sich vornehmlich an Pflanzen vorfinden, die grosser Trockenheit ausgesetzt sind, müssen wir nach allen Seiten hin bejahen. Die australischen Xantorrhoeen, Proteaceen, Epacrideen,

die afrikanischen Succulenten, Pflanzen sehr trockener Klimate, zeigen eine z. Th. enorm starke Epidermis, die auch stets sehr erheblich kutikularisirt ist*), während wir z. B. bei *Welwitschia mirabilis* und verschiedenen *Mesembryanthemum*-arten**), ebenfalls Pflanzen befähigt die Trockenheit zu überdauern, Inkrustationen von oxalsaurem Kalk in der äusseren Membran wahrnehmen.

Die Entwicklung einer mehrschichtigen Epidermis***) dagegen scheint weniger eine Anpassung an Trockenheit zu sein, als vielmehr in Beziehung zu Lichtwirkungen zu stehen, denn wir finden sie sowohl bei tropischen Pflanzen, die reichliche Wasserzufuhr erhalten (Palmen, Pandanen, *Ficus*, *Pittosporum*, *Peperonien* u. and.) als auch bei einer Reihe von Gewächsen, die auch in trocknen Klimaten auszudauern befähigt sind. (*Banksia*, *Dryandra*, *Elegia*, *Nerium*, *Franklandia* [Fig. 11].)

Der subepidermale Bastbeleg, aus einer, selten mehreren Reihen mechanischer Zellen bestehend, wie ihn viele Coniferen, Cycadeen u. and. besitzen, dient ebenfalls nicht zum Schutz gegen Verdunstung, sondern zur Versteifung der Epidermis, gehört also zum „mechanischen Gewebe“.

Ein weiteres wichtiges Schutzmittel der Blätter liegt in einem Wachstüberzuge über die Epidermis, wo-

*) Bei *Agastachys odorat.* z. B. beträgt die Dicke der Cuticula von der oberen Epidermis 22,5 mikm. an der unteren 13 mikm.

**) Bot. Zeit. 1871, pag. 543.

***) Unter diesem Namen, den ich abwechselnd mit dem Worte Hypoderm gebrauche, begreife ich sowohl das durch Theilung von Epidermiszellen mehrschichtig gewordene Hautgewebe, als auch diejenigen epidermalen Zellschichten, die entwicklungsgeschichtlich dem Grundgewebe angehören, da beide anatomisch dasselbe Bild geben und physiologisch offenbar demselben Zwecke dienen.

mit dieselbe gewissermassen weiter verstärkt wird. Ob und wie weit die Verdunstung der Blätter durch Wachstüberzüge verlangsamt wird, habe ich durch Versuche festzustellen gesucht, die ich mit den Blättern von *Eucalyptus globulus*, die nicht einmal im Verhältniss zu anderen Pflanzen sehr erheblich bereift sind, vornahm. Die folgende Tabelle stellt die Verdunstungsgrösse zweier Blätter desselben Blattpaares neben einander, von denen das eine von dem Wachstüberzuge befreit, das andere mit demselben bedeckt unter denselben Bedingungen (Temperatur, Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre etc.) welken gelassen wurden.

1) Erstes Blattpaar, oberstes, am stärksten bereift. (22° C.)

	Bereift. Abnahme um	vom Reif befreit.Ab- nahme um
Nach 3 Stunden	11,82%	16,94%
Nach weiteren 21 Stunden weitere	30,35	42,74
Nach weiteren 24 Stunden weitere	27,95	26,38 *)

2) Zweites Blattpaar, weniger bereift. (22,5° C.)

Nach 3 Stunden	10,8 %	7,62%
Nach weiteren 3 ³ / ₄ Stunden weitere	5,24	6,08
Nach weiteren 42 Stunden weitere	34,82	38,44
Nach weiteren 24 Stunden weitere	23,03	28,61

3) Drittes Blattpaar, am schwächsten bereift.
(22° C.)

Nach drei Stunden	10,46%	10,93%
Nach weiteren 20 Stunden weitere	16,66	18,80
Nach weiteren 50 Stunden weitere	36,68	39,94

*) Diese Bestimmung ist ungenau, da das Blatt völlig vertrocknet war.

Es ergibt sich aus dieser Zusammenstellung, dass namentlich, wenn die Verdunstung weiter fortgeschritten ist, ein Wachüberzug einen wesentlichen Schutz darbietet, welcher um so grösser wird, je dichter der Ueberzug ist. So wird die Verdunstung bei dem obersten, am stärksten bereiften, Blattpaare erheblicher beschränkt, als bei dem zweiten und dritten, die weniger bereift sind. Diese Resultate würden voraussichtlich noch weit schlagendere Beweise für die obige Behauptung abgeben, wenn es zu vermeiden wäre, dass beim Entfernen des Wachüberzuges dieser in die Vorhöfe der Spaltöffnungen eindringe, was jedoch regelmässig bei vielen Spaltöffnungen geschieht, wie ich mich durch Untersuchung der gewelkten Blätter überzeugte.

Aber diese Wachüberzüge verstärken nicht nur die Epidermis, sie vertiefen auch die Spaltöffnungen, da sie in allen den Fällen, wo sie mächtiger entwickelt sind, diese trichter- oder cylinderförmig umgeben. Wir haben somit hier den eigenthümlichen Fall, dass durch derartige Ueberzüge Gebilde erzeugt werden, die in ihrer physiologischen Bedeutung den äusseren Athemböhlen entsprechen. Solche trichterförmigen äusseren Athemböhlen, gebildet durch sich von allen Seiten überwölbende Wachsstäbchen, findet man z. B. bei *Strelitzia ovata**), während bei *Heliconia farinosa*, *Klostockia cerifera* und *Saccharum officinarum***), theils durch Wachsstäbchen, theils feste Wachüberzüge cylindrisch vertiefte, oder, wie bei *Copernicia cerifera****) wallartig umgrenzte Spaltöffnungen entstehen

*) de Bary, Bot. Zeit. 1871. tab. I. Fig. 13 u. 14.

**) de Bary, l. c. tab. I. Fig. 2, 8. tab. II. Fig. 20.

***) Wiesner, Bot. Zeit. 1871. tab. X. B. a.

Dass Harzkörnchen (Wachs?) die Stomata verstopften, wie Schleiden*) bei *Aloe nigricans* abbildet, oder dass ein Häutchen von Harz**) dieselben überzieht, wie Link***) für einige Coniferen angiebt, habe ich nie beobachtet, auch de Bary weist darauf hin, dass die Centralspalten der Stomata stets frei von dem Wachsüberzuge sind. Dagegen wird das Präpariren bisweilen Theile des Wachsüberzuges in den Vorhof oder die äussere Athemböhle hineinschieben, die ursprünglich wo anders lagen. Ein Vorkommen von Wachs in dem Vorhof widerstreitet auch von vornherein der Funktion der Stomata, als Ausführungskanäle zu dienen.

Ferner schützt die Pflanze ihre Blätter durch Haarbildungen.

Der Effekt derselben kann ein mehrfacher sein. Einmal werden Haare, wenn sie die Spaltöffnungen bedecken, wie es bei *Correa specios.* und *Backhousean*, *Thomasia quercifol.* und *macrocalyx*, *Guichinotia ledifol.* u. and., sowie den mit Haaren ausgekleideten Krügen und Längsrinnen der Fall ist, diese dadurch schützen, dass sie über den Spaltöffnungen einen Raum schaffen, der mit Luft und Wasserdampf erfüllt, nur geringe Communication mit der umgebenden Luft besitzt; ferner schützen die Haare, als ein natürlicher Schirm, ausgebreitet über die Ober-

*) Grundzüge. IV. Aufl. p. 200. Fig. 88.

**) Bei den Coniferen — wenigstens bei allen von mir untersuchten — ist es nicht ein Harz, sondern ein Wachsüberzug, wie schon Zuccarini (Abh. d. Münchener Academie B. III, Abth. III, p. 789) erkannte, der Link gegenüber auf die Unlöslichkeit in kaltem Alkohol hinwies. Trotzdem plaidirt Thomas (Pringsh. Jahrb. 1864, p. 28) doch dafür, dass der Ueberzug aus Harz bestehe.

***) Abhandlungen der Berliner Academie 1827, p. 158.

fläche der zunächst der Verdunstung ausgesetzten Epidermiszellen, diese vor der Insolation und dem Austrocknen. So zeigen Pflanzen, die auf hohen, trockenen Bergen, oder in der Steppe leben, oder „zeitweilig austrocknenden Wüstenwinden“ exponirt sind, meist sehr dichte Behaarung*). So in der Sahara *Crozophora*, *Artemisia* und *Salvia***) und die Artemisien der asiatischen Steppen. Da die Haare meist inhaltslos***) und gegen die Epidermis durch eine Wand abgegliedert sind, ja sogar oft in cylindrischen Einsenkungen der cuticularisirten Aussenmembranen der Epidermiszellen stecken, also nicht von der Cuticula überzogen werden, so wird durch sie, trotzdem sie die Oberfläche vergrössern, doch die Verdunstungsgrösse des Blattes kaum alterirt. —

Ausser all' diesem, muss man aber die Haare als sehr wesentliche Schutzorgane gegen zu raschen Temperaturwechsel ansehen. Sie machen die Pflanze bis zu einem gewissen Grade unabhängig von grossen Temperaturschwankungen, wie sie in vielen, namentlich heissen Gegenden, so in Sudan†) und besonders im kontinentalen Australien††) so überaus häufig sind und oft ganz enorme Werthe erreichen. Aber auch unser Klima zeigt im offenen Felde, wo sich die Strahlung der Wärme weit energi-

*) O. Kuntze, Die Schutzmittel der Pflanzen, p. 42.

**) Grisebach, Die Vegetation der Erde II, 92, I, 443.

***) Dichtbehaarte Pflanzen, und diese kommen ja hier allein in Betracht, haben fast ausnahmslos luftführende Haare (de Bary, vergl. Anatom., p. 73).

†) Livingstone, expedition to the Zambesi, p. 322. 570.

††) Petermann's geograph. Mittheil. 1860, p. 158. 309. 311. 1862, p. 282 u. a. Die Temperatur schwankt oft zwischen 4° und 43° C. innerhalb weniger Stunden.

scher bethätigt, als im Walde, mitunter beträchtliche derartige Schwankungen, wenschon die Differenzen hier natürlich lange nicht die Grösse erreichen, wie in den oben angeführten Gegenden. Aber man beobachtet auch bei uns, dass „die meisten Pflanzen, die in unserem Klima gleichzeitig im offenen Lande, wo der Temperaturwechsel stark und im Walde, wo es gleichmässig warm und schattig ist, vorkommen, die letzteren minder behaart sind*)“. Hierfür liessen sich eine Menge Beispiele anführen, doch sind dieselben schon anderwärts mannigfach aufgezählt. Sehr hervorstechend sind die Verhältnisse dort, wo von derselben Art die eine Varietät behaart und feldliebend, während eine andere kahl und waldliebend ist; Erscheinungen, die bekanntlich durchaus nicht zu den Seltenheiten gehören. Besonders scheinen verworrene, sternförmige, sich seidenartig dicht anschmiegende oder „durch ihre Starrheit sich selbst gegen Saftverlust schützende“ Haare geeignet, dieser Funktion zu dienen.

Ein von der Pflanze wohl noch häufiger angewendetes Mittel, die Verdunstung zu beschränken, ist die Einschränkung der grossen Interzellularen im Mesenchym des Blattes auf kleine Durchlüftungsräume, also die Verringerung der Verdunstungsfläche im Innern des Blattes. Es liegt auf der Hand, dass je grösser die dampferfüllten Räume des Durchlüftungssystemes im Blatte sind**), um so ausgiebiger auch die Abgabe von Wasserdampf an die Atmosphäre sein wird, denn eine rings von Luft umgebene Merenchymzelle wird reichlicher

*) O. Kuntze, l. c. p. 42.

**) Darauf, dass die Gewebe gegen die Spaltöffnungen hin lockerer werden, hat Weiss (Verhandl. des zoolog.-botan. Vereines in Wien 1857, p. 114) aufmerksam gemacht.

Wasserdampf abgeben, als eine von allen Seiten an andere Zellen angrenzende. Wir haben also in einem Blatte, dessen Durchlüftungssystem sehr beschränkt ist, an Stelle von dampferfüllten Räumen, die schnell durch die Spaltöffnungen ihren Wasserdampf abgeben können, ein festes Zellgefüge. Dass wir es hier mit einer Adaptation zu thun haben, zeigt die Gattung *Eucalyptus*. Während die Blätter der Arten, die in Thalgründen, an Flüssen etc. angegeben werden*) (*Euc. populifol.*, *tereticorn.*, *globulus* u. and.) ein von vielen und grossen Interzellularen durchsetztes Blattgewebe zeigen, schliessen bei den durchgehends central gebauten Formen des Scrub**) (*Euc. dumos.*, *amygdalin.* u. and.) die Zellen des, auch starkwandigeren, Assimilationsgewebes dicht und fest aneinander. — Dass das Durchlüftungssystem bei Wasserpflanzen weit mehr entwickelt ist und weit grössere Räume enthält, als das der Landpflanzen, ist bekannt.

Aber nicht nur durch Beschränkung und Verkleinerung der Interzellularen wird die Verdunstung herabgemindert, sondern auch durch die eigenthümliche Communicationsweise der Durchlüftungsräume selbst. Ein interessanter Fall von gleichsam verzögerter Wanderung des Wasserdampfes findet sich bei *Hakea suaveolens* (aber auch anderwärts), einer Pflanze, die auf sandigem Terrain***) in Australien häufig ist. Hier communiciren gürtel- oder ringförmig um die Zellen verlaufende Interzellularräume nur parallel der Oberfläche des cylindrischen Blattes, nicht in radialer Richtung (Fig. 25 g.), doch tritt von Zeit zu Zeit ein grösserer Interzellularraum auf, der

*) Vergl. die Tabelle am Ende dieser Arbeit.

**) Bezüglich des Wortes Scrub verweise ich auf pag. 210.

***) Vergl. Tabelle.

zwischen je zwei parallel mit der Epidermis verlaufenden Zellreihen liegend, das Röhrenmaschenwerk des unteren Stockwerkes wie in einem Reservoir sammelt und mit der Leitung des nächst höheren verbindet. In Fig. 24 habe ich diese Verhältnisse etwas schematisirt dargestellt. Die Anordnung der grossen Interzellularen zwischen je zwei Zellreihen ist deutlich zu erkennen. (1) Durch diese Einrichtung muss der Wasserdampf offenbar, um vom Innern des Blattes nach Aussen zu gelangen, einen weit längeren Weg zurücklegen, indem er, statt in gerader oder wenig gewundener Linie, in Zickzackbahnen das Gewebe durchzieht. Derartige Verzögerungen der freien Communication dampferfüllter Interzellularräume, habe ich bei Blättern tropischer oder bei uns einheimischer Pflanzen nicht gefunden. Diese besitzen meist ein weitmaschiges Gewebe von Interzellularen im Merenchym und weisen auch zwischen den Pallisaden reichliche Durchlüftung auf. Dagegen zeigt eine im berliner botanischen Garten kultivierte *Cupressus spec.* (Westaustralien) die oben beschriebenen Verhältnisse. Auch bei *Olea europaea* sind die „Gürtelkanäle“ schön entwickelt.*)

Ferner ist es die Beschaffenheit des Zellsaftes, die als Schutzmittel dienen kann. Schon Willkomm**) machte darauf aufmerksam, dass man den physikalischen Satz, dass Salzlösungen langsamer verdunsten als reines Wasser auf die Halophyten anwenden könne, indem dieselben, trotz ihrer in der Oberfläche der Epidermis liegenden Spaltöffnungen, selbst an steinigten Orten und im

*) Ebenso bei *Restio*. (Pringsh. Jahrb. VII. tab. XXXVII) und *Kingia*, (Tschirch l. c. tab. 1 Fig. 1 gr.)

**) Strand und Steppengebiete der iberischen Halbinsel, citirt von Grisebach, l. c. I. 589.

trockendsten Klima noch ihr frisches Grün bewahren. In der That sehen wir denn Gewächse mit stark salzhaltigem Zellsaft, wie die Chenopodiaceen, Salsolaceen, trockene und dürre Standorte (wie bei uns) resp. trockne Klimate (wie in Australien) bevorzugen. Sie begegnen uns reichlich in den Steppen Asiens, wie im Innern des australischen Continents, wo wir in der dürrsten Periode des Jahres, wo alles andere, von der Sonne verdorrt, einen traurigen Anblick darbietet, die Salzsteppe noch grünen und blühen und den ungünstigsten Feuchtigkeitsverhältnissen Trotz bieten sehen. *) Mit unter diese Rubrik gehören auch die mit dem Namen der Succulenten im engeren Sinne bezeichneten Gewächse, doch muss man — und darauf ist einiges Gewicht zu legen — wohl berücksichtigen, dass dieselben nicht salzhaltig sind, also der oben angeführte Grund, dass das Salz eine Feuchtigkeit zurückhaltende Wirkung ausübe für diese Gewächse nicht stichhaltig ist. Man muss wohl unterscheiden zwischen Halophyten und Succulenten im engeren Sinne. Bei den letzteren, zu denen die succulenten Euphorbien, Crassulaceen, Peperonien, Aloe, Agave, Mesembryanthemum und and. zu rechnen sind, sind die Zellen entweder des ganzen Gewebes oder bestimmter Gewebepartien mit einem schleimigen Zellsaft erfüllt. Die Pflanzen ziehen nun aus den Niederschlägen der Regenperiode und den vorübergehenden der Zeit der Trockenheit in sofern den grössten Nutzen, als sie eine grosse Menge von Wasser in ihrem Gewebe aufspeichern können, das ihnen dann, wenn Dürre eintritt, in reichlichstem Maasse zur Verfügung steht. Unterstützt wird dieses Zurückhalten von Feuchtigkeit durch die Schleimigkeit des Zellsaftes und eine feste, stark

*) Geograph. Mitth. 1860. p. 311. vergl. auch die Tabelle.

kutikularisirte Epidermis, sowie bei einigen durch vertiefte Spaltöffnungen (Aloe) oder geringe Stomatenanzahl (Sedum) oder endlich durch Wachstüberzüge (Sempervivum, Euphorbia, Cereus, Opuntia). So wird es der Aloe, den Euphorbien u. and. in Afrika, den Agaven und Cacteen in Amerika, den Mesembryanthemumarten in Australien möglich, die Regenlosigkeit der periodisch wiederkehrenden trocknen Jahreszeit ohne Schaden zu überdauern. —

Aber auch durch die Form und die vertikale Stellung der Blätter weiss die Pflanze der Trockenheit zu begegnen. So finden wir, was zunächst die Form betrifft, bei den meisten Pflanzen, die einem trocknen Klima angepasst sind, eine entschiedene Neigung die breite Blattfläche aufzugeben und entweder schmallanzettliche Blätter zu bilden, oder das Blatt auf die Cylinderform zu reduzieren, oder, was auf dasselbe hinausläuft, grüne Zweige anstatt der Blätter als Assimilationsorgane auszubilden. Die Natur erreicht dadurch den Zweck, bei gleichem Volumen, die Verdunstungs Oberfläche möglichst zu beschränken, denn von zwei Blättern mit gleichem Volumen ist dasjenige der Verdunstung am meisten ausgesetzt, bei welchem Länge und Breite bedeutend, die Dicke aber nur gering, das also flach ausgebreitet ist.

Nachstehende Berechnung zeigt dies deutlich.

Wenn an einem parallelepipedischen Körper a die Länge, b die Breite und c die Dicke ist, so stellt sich das Verhältniss von Volumen zur Oberfläche wie folgt:

$$\frac{\text{Vol.}}{\text{Oberfl.}} = \frac{a \cdot b \cdot c}{2\{b \cdot c + a \cdot c + a \cdot b\}} = \frac{a \cdot b \cdot c}{2a \cdot b \cdot c \left(\frac{1}{a} + \frac{1}{b} + \frac{1}{c} \right)}$$

oder vereinfacht:

$$\frac{\text{Vol.}}{\text{Oberfl.}} = \frac{1}{2\left(\frac{1}{a} + \frac{1}{b} + \frac{1}{c}\right)}$$

Nimmt man nun an, $\left(\frac{1}{a} + \frac{1}{b}\right)$ sei ein konstanter Werth $= \frac{1}{k}$, c dagegen (die Dicke) variabel und $= x$, so geht obige Formel über in

$$\frac{\text{Vol.}}{\text{Oberfl.}} = \frac{1}{2\left[\frac{1}{k} + \frac{1}{x}\right]}$$

für die Einheit des Volumens ergeben sich daher für die zugehörigen Oberflächen, wenn x der Reihe nach $= k, \frac{k}{10}, \frac{k}{100}, \frac{k}{1000}$ gesetzt ist, folgende Werthe:

Werthe von k	k	$\frac{1}{10} k$	$\frac{1}{100} k$	$\frac{1}{1000} k$
Zugehörige Oberfläche	$4 \cdot \frac{1}{k}$	$22 \cdot \frac{1}{k}$	$202 \cdot \frac{1}{k}$	$2002 \cdot \frac{1}{k}$

Sinkt also die variable Dicke von k auf $\frac{1}{1000} k$, so steigt das Verhältniss des Volumens zur Oberfläche von $1:4 \cdot \frac{1}{k}$ bis auf $1:2002 \cdot \frac{1}{k}$, also rund auf das fünfhundertfache. Das heisst mit anderen Worten: Bei sehr breiten und dünnen Organen ist die Oberfläche im Verhältniss zum Volumen ungleich grösser, als bei schmalen und dicken.

Schon unsere Flora bietet uns ein Beispiel für ein solches Aufgeben der breiten Blattform, indem der in

„sandigen, trocknen Wäldern und an sonnigen Hügeln und Wegrändern“*) vorkommende *Sarothamnus scoparius* Koch, der Prototyp der *Spartium*-form Grisebachs, statt der Blätter, die hier nur klein, cylindrische Assimilationsorgane ausbildet; ebenso bewohnt die *Ephedra*, die in der Schweiz nicht selten, steinige Orte.***) In dem Mediterrangebiet, dessen Klima ein periodisches, von einer trocknen Jahreszeit unterbrochenes, ist, begegnen wir einem schon viel ausgesprochenen Bestreben zur Bildung schmaler Blätter bei allen Pflanzen, die Grisebach unter dem Namen der Erikenform begreift***), welches Bestreben weiter durch die völlige Aufgabe der Blätter und Bildung grüner ruthenförmiger Assimilationsorgane, was wir bei allen Gewächsen der *Spartium*-form antreffen, seinen Ausdruck findet. Wird das Klima noch trockner, wie im kontinentalen Australien, so wird ein breites Blatt vollends selten. Es begegnen uns dann in den lichten Wäldern die schmal-lanzettlichen Phyllodien der Akazien und vieler anderer Pflanzen†), die allmählich auf „Sandboden“ der Ruthenform der *Casnarinen*, des *Exocarpus*, *Santalum* u. and. und im Scrub den cylindrischen Blättern der *Hakea*, *Petrophila*, *Isopogon*-arten weichen. Der Eindruck, den die australischen Waldungen auf den Reisenden machen, ist in Folge dessen ein ganz eigenthümlicher. Dazu kommt,

*) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg p. 132.

**) Dans les sables, Loret et Barrandon, flore de Montpellier; pag. 611; murs et rochers, Bouvier, flore des Alpes pag. 606; felsige Orte, Gremli pag. 417.

***) Grisebach. l. c. I. 296.

†) Leichhardt (Tagebuch einer Landreise in Australien von der Moretonbay nach Port Essington) führt eine Menge von Pflanzen mit solch schmalen Blättern auf und bezeichnet diese Form mehrfach als die in den Wäldern durchaus herrschende.

dass besonders in Neu-Holland auch die Stellung der Blattfläche ein wesentliches Mittel wird das Blatt zu schützen. Schon den ersten botanischen Reisenden, die die Flora Australiens studirten, fiel es auf, dass die Wälder, so auffallend licht und schattenlos, und sie erkannten den Grund dieser Erscheinung nicht nur in der grossen Entfernung, die die Bäume von einander trennt, sondern hauptsächlich in der senkrechten Stellung der Blattflächen. Diese Stellung, bei der über Australien in einer sehr beträchtlichen Anzahl von Arten verbreiteten Gattung *Acacia*, die neben *Eucalyptus* als hauptsächlichster Waldbildner über den ganzen Continent ihr Verbreitungsbezirk ausdehnt, vorzüglich anzutreffen, ist auch Pflanzen anderer Familien eigen. So stellen ihre Blätter senkrecht *Melaleuca alba* und *linariaefolia**) die *Bauhinien*, *Grevillea rosmarinifolia*, *Styphandra frutescens*, *Banksia Cunninghamii*, *Leucadendron tortum*, ferner die südafrikanische *Statice purpurea* und *Dicksonia*, sowie die meisten *Eucalypten*. Aber während diese Einrichtung bei *Acacia* Folge der „vertikalen Erweiterung des blattförmigen Blattstiels ist, ist sie bei *Eucalyptus*“ — und wie ich hinzufügen kann bei den anderen oben angeführten Pflanzen — „von der Drehung des Blattstiels“**) abhängig. Durch eine solche senkrechte Stellung der Blätter wird die Insolation auf das denkbar geringste Maass herabgedrückt, und da sich bei Insolation die Stomata öffnen, wie Mohl***) nachgewiesen, so wird durch eine senkrechte Stellung der Blattfläche das Blatt selbst bei Tage nur mässig offene Spalt-

*) Verhandlungen d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1876 p. 97.

**) Robert Brown, Bemerkungen über die Flora Australiens in verm. Schrift. I. p. 122.

***) Bot. Zeit. 1856. p. 697.

öffnungen zeigen, wodurch natürlich der Verdunstung ein Riegel vorgeschoben wird. Gegen die Ansicht Delpinos, die derselbe in der *Rivista botanica dell' anno 1876* ausspricht, dass die senkrechte Stellung als eine Anpassung an Hagelschlag aufzufassen sei, sind schon anderwärts*) von Ascherson und Magnus Bedenken erhoben worden.

Einen Beleg dafür, dass die senkrechte Stellung der Blätter eine Anpassung an dürrn und stark besonnten Boden ist, indem sie wenigstens die Insolation so sehr wie möglich eliminirt, finden wir bei *Telephium Imperati* E.***) und ferner bei der einzigen Pflanze unserer Flora mit vertikalgestellten Blättern, der *Lactuca Scariola*. Während die bei uns einheimischen *Lactuca*-arten mit horizontalgestellten Blättern *Lactuca quercina* und *muralis* in schattigen Laubwäldern, an Hecken, Waldbächen und beschattenden Mauern angetroffen, und *Lactuca virosa* und *sativa* in schattigen Gemüsegärten cultivirt werden, kommt *Lactuca Scariola* an trocknen Wegrändern und Hügeln vor, wo sie also weit mehr, als die anderen Arten der Besonnung ausgesetzt ist. Noch mehr wie dieses deutet jedoch die von Koch****) gemachte Beobachtung, dass *Lactuca sativa* auf magerem Boden ebenfalls senkrechte Blätter erhält und der *Lact. Scariola* dadurch sehr ähnlich wird, darauf hin, dass wir in der senkrechten Stellung der Blätter eine Anpassung an trockne, besonnte Standorte zu erblicken haben.

*) Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1875. XIX.

**) Nach Magnus findet sich diese Pflanze, bei welcher der genannte Autor senkrechtgestellte Blätter beobachtete, an trocknen Standorten, Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenb. 1875. XIX. p. 85.

***) Ascherson, *Flora von Brandenburg* p. 378.

Vertikalstellung der Blätter, verbunden mit einer Reduktion der Verdunstungsfläche auf die Hälfte, findet man auch bei den Pflanzen mit periodisch sich ausbreitenden und zusammenlegenden Blättern (*Oxalis*, *Mimosa* *Marsilea* etc.) Dieselben legen bekanntlich beim Eintreten der „Wärmestarre“, wie am Abend, ihre Blätter zusammen und schützen sich so, wenigstens etwas, gegen die Einwirkung von Licht und Wärme*). Den interessanten Fall, dass sich zwei der oben angeführten Schutzmittel gegenseitig vertreten, zeigt *Eucalyptus globulus*. Während die jüngeren Blätter dieser Pflanze sitzend, flach ausgebreitet und mit einem Wachsüberzuge versehen sind, haben die älteren einen mehr oder weniger langen Stiel, entbehren des Wachsüberzuges und stellen sich senkrecht. Auf die Verschiedenheit im anatomischen Bau dieser beiden Blattformen derselben Pflanze hat Magnus hingewiesen.**)

Derselbe zeigte unter anderen, dass bei den senkrecht gestellten Blättern auch die Spaltöffnungen eingesenkt sind.

Ob und in wie weit der Gehalt an ätherischen Oelen als Schutzmittel aufzufassen ist, will ich unentschieden lassen. Das, was Grisebach dafür anführt, scheint mir der vollen Begründung noch zu entbehren. Er sagt:***) „Die ätherischen Oele scheinen ebenfalls beschränkend auf die Abgabe von Wasserdampf zu wirken, wenn die Vegetationsorgane daran reich sind. Das Oel verdunstet leichter als das Wasser und umgiebt jedes Blatt mit einer

*) So bemerkte Livingstone in Südafrika (geogr. Mitth. 1858 p. 199), dass an sehr heissen Tagen die Mimosen, ja selbst Bauhinia und Leucadendron ihre Blätter bei Mittag zusammenfalteten.

**) Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg 1875. pag. 21.

***) l. c. I. p. 443.

Athmosphäre etc. Bekanntlich sind Dämpfe verschiedener Art zwar in einem Raume, der von ihnen gesättigt ist, von einander unabhängig, aber anders verhält es sich mit der Geschwindigkeit ihres Entstehens aus tropfbaren Flüssigkeiten, wo an eine Sättigung nicht gedacht werden kann. Diese Geschwindigkeit wird allerdings verlangsamt, wenn schon ein anderer Dampf, der sich leichter bildet, vorhanden ist. Das ätherische Oel hat die Pflanze als einen Auswurfstoff nur zu entfernen, das Wasser ihres Saftes muss sie möglichst zurückhalten etc.“ —

Eigene Versuche habe ich in dieser Richtung nicht angestellt. Freilich überrascht die Thatsache, dass mit der Trockenheit des Klimas oft der Gehalt an ätherischem Oel steigt, doch ist z. B. die Flora Australiens mit Ausnahme der Eucalypten, sowie die der Kalahari*) auffallend arm an Pflanzen mit Oelbehältern.

Ebenso kann ich eine ausreichende Erklärung dafür, dass Dornen die steten Begleiter einer Steppen- und Wüstenflora sind,**) nicht geben. Sie finden sich reichlich entwickelt in der Kalahari (*Acacia detinens*), den asiatischen Steppen (*Traganthsträucher*) und in Australien und entstehen durch gehemmte Bildungen und Umbildungen verschiedenster Art. Die Erklärung, sie seien zum Schutze gegen die Thiere da, scheint mir durchaus nicht auszureichen, denn den dünnen Scrub mit seinen festen Blättern rührt auch ohne diesen Schutz kein Thier an. Aber nicht nur Dornen begegnen uns allenthalben in der Wüste, in der Flora Australiens läuft sogar fast jedes Blatt in eine (*Petrophila*, *Stirlingia*, *Isopogon*, *Acacia*, *Westringia*, *Tem-*

*) Geogr. Mitth. 1858 pag. 205.

**) „Ihre Bildung nimmt mit der Trockenheit des Klimas an Häufigkeit zu.“ (Gr. II. 130.)

pletonia, Hakea-arten) oder mehrere (*Banksia grandis*, *Hakea Baxteri* u. and.) Spitzen aus, die durchgängig aus rein mechanischen Zellen bestehen.

Eines Umstandes will ich hier noch Erwähnung thun, der nicht übersehen werden darf. Man findet nämlich ausnahmslos bei Pflanzen, die einem trocknen Klima angepasst sind, eine auffallende Starrheit des Laubes. Dieselbe, oft nur von der Dicke der Epidermis bedingt, hat in den weitaus meisten Fällen ihren Grund in einer Versteifung des Blattes durch die mannigfaltigsten mechanischen Elemente. Soweit diese letzteren peripherische Rippen oder Röhren bilden, dienen sie natürlich zunächst der Biegungsfestigkeit, die übrigens *ceteris paribus* an trocknen Standorten einen höheren Grad erreicht wie an feuchten, aber manche der vorhandenen mechanischen Elemente gehören offenbar nicht in diese Kategorie, sondern haben den speciellen Zweck, dem Zusammenziehungsbestreben der zarteren Gewebe beim Austrocknen das Gegengewicht zu halten und speciell das Collabiren der inneren, ernährungsphysiologischen Zwecken dienenden Zellen zu verhindern. Die letzteren können vielmehr bei einer derartigen Aussteifung, sobald Feuchtigkeit hinzutritt, ihre frühere Gestalt wieder annehmen, da Verschiebungen, Verzerrungen oder Zerreissungen, wie sie beim Austrocknen sonst sicher eintreten würden, unmöglich gemacht werden. Als hierher gehörige Einrichtungen sind zunächst die „Strebezellen“ zu bezeichnen, Stereiden mit meist beiderseitig fussförmig verbreiterten Enden, die in radialer Richtung gestreckt das dickwandige Markgewebe vieler Pflanzen mit der starken Epidermis, oder diese mit den Bastbelegen der Gefässbündel oder schliesslich Epidermis

mit Epidermis verbinden. Sie finden sich bei den Proteaceen (*Hakea*, (Fig. 23. 7) *Petrophila*, *Rhopala*, *Stenocarpus*, *Protea* u. and.**) den Restionaceen (*Restio diffusus***), *microstachys*), sowie in etwas veränderter Form bei *Olea europaea* (Fig. 22 z.), unter der oberen Epidermis. Sie sind, wie ich schon anderwärts ***) versucht habe nachzuweisen und wie schon ihr Name andeuten soll, Constructionen, die nach Art von Säulen, der Druckfestigkeit dienen und mit der Biegefestigkeit des Organs nichts zu thun haben, wohl aber in Beziehung zu dem Assimilationsgewebe stehen.

Dieselbe Funktion, Erhöhung der Druckfestigkeit und Schutz der chlorophyllführenden Zellen scheinen, wenn schon auf andere Weise, auch, sowohl die von Bengt Jönsson „orphiuridlika“ †) genannten Bastzellen zu besitzen, die aus mannigfach verbogenen Zellen mit langen föhlerartigen Fortsätzen (wie bei *Isopogon petrophilloides* und *anemonifolius*) bestehend, in die anderen Gewebe, Mark und Pallisaden eingestreut sind, als auch die bei den Camelien längst bekannten und in grosser Mannigfaltigkeit auch bei *Hakea eucalyptoides*, *Grevillea Hillii*, *Stenocarpus salignus* (neben den Strebezellen!) *Petrophila rigida* u. and. vorkommenden wulstig aufgetriebenen bald mit Fortsätzen versehenen, bald ohne dieselben auftretenden, und dann

*) Vergl. Bengt. Jönsson, Bidrag till Kännedomen om bladets anatomiska byggnad hos Proteacerna (Doctordissertation, Lund 1880) tab. I. Fig. 1. 5. 8. 12.

**) Pfiffer. l. c. tab. XXXVII. Fig. 1.

***) Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis*. pag. 7.

†) l. c. pag. 49 nach ihrer Ophiurenähnlichen Form.

kurzen, gedrunghenen Bastzellen zu haben, die, völlig regellos und meist blind endigend, in dem umgebenden, weichen Gewebe liegen. Sie mögen die Druckfestigkeit, die beim Austrocknen des Blattes erheblich in Anspruch genommen wird, etwa in der Weise erhöhen, wie eingestreutes Glaspulver die Guttapercha druckfester macht. Eine andere Funktion lässt sich wenigstens, da sie, wie gesagt, blind endigen, für sie nicht ausfindig machen.

Sehr viel wirksamer, wie die eingestreuten mechanischen Elemente, ja selbst wie die stützenden „Strebezellen“ werden Strebepfeiler oder „Strebewände“ den Ansprüchen der Druckfestigkeit genügen. Hier kommt jedoch noch ein anderer Umstand hinzu, der diese Strebewände wichtig macht. Zwei derselben werden nämlich, wenn sie parallel mit einander verlaufen, die Wände langer, in der Längsrichtung des Organs gestreckter, wenn sie dagegen unregelmässig verbogen sind (Kingia), mannigfach gewundener Kammern bilden, die durch die Wände von einander scharf geschieden sind. Der Werth dieser Kammern liegt darin, dass „schon bei Lebzeiten der Pflanze bisweilen einzelne solcher Fächer, vielleicht in Folge äusserer schädlicher Einflüsse“ (Austrocknen) „absterben können, ohne dass dies, der trennenden Stützzellen“ (resp. Strebewände) „wegen auf die übrigen Prismen blattgrünführenden Gewebes verderblich einwirke“, wie schon Pfitzer für Restio angiebt*) und was in weit höherem Grade, vielleicht ausschliesslich, für die „echten Kammern“ der Kingia, die ich in der oben citirten Abhandlung beschrieben habe, wo die Strebewände aus radialgestreckten Zellen und der Xantorhoea, und vieler an-

*) l. c. pag 573.

derer Pflanzen, wo die I-träger aus longitudinalgestreckten Zellen bestehen, gilt.

Aber auch die Biegungsfestigkeit scheint in Beziehung zu stehen zu der Trockenheit des Klimas. So haben besonders die australischen Pflanzen einen auffallend festen Bau. Nicht nur mächtig entwickelte Bastgurtungen, die die obere und untere Seite der Gefässbündel sichelartig einfassen, sowie I-träger, die die Blattseiten mit einander verbinden, sind überaus häufig, sondern auch die Innenseite der Epidermiszellen ist, was sonst so selten, oft fast ebenso stark verdickt, wie die Aussenseite. (*Epacris paludosa*, *Leucopogon Cunninghami*). Ja, in vielen Fällen ist sogar das Mark so auffallend starkwandig, dass es, wäre das Lumen der Zellen nicht so gross, an Prosenchym erinnern würde; wie bei *Hakea*, *Franklandia*, *Petrophila rigida* und besonders den *Restio*-arten, in welchen Fällen das Mark, das in erster Linie ernährungsphysiologischen Zwecken dient, auch wesentlich zur Erhaltung der Querschnittsform des Organs beitragen wird. Die Vermuthung, dass die Festigkeit in Beziehung zur Trockenheit des Klimas resp. Standortes stehe, erhält dadurch eine weitere Stütze, dass mit der wachsenden Festigkeit in einzelnen Fällen auch die Schutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen zunehmen. So ist der *Hakeatypus* Jönsson's*), der stärkste der Typen, auch mit den am meisten vertieften Spaltöffnungen versehen, der noch immer sehr fest gebaute *Franklandiatypus* hat schon geringer (krugförmig) vertiefte (Fig. 11), während bei *Aulax* mit noch weniger festem Bau, nur die äussere Cuticularleiste stark entwickelt und emporgezogen ist und

*) l. c. p. 7 u. 49.

bei *Grevillea*, der am leichtesten construirten Proteacee, auch der Bau der Spaltöffnungen denen unserer Laubhölzer, in ihrer Form, schon sehr nahe kommt.

Fassen wir also nochmals kurz zusammen, was die Pflanze neben der Struktur ihrer Ausführungsgänge für den Wasserdampf, der Spaltöffnungen, für Mittel anwendet, ihre Assimilationsorgane gegen Verdunstung zu schützen, so beruhen dieselben einmal in der Struktur der Epidermis, sowie der Hautgewebe überhaupt, sodann in Haarbekleidungen und Wachsoberzügen, ferner in einer Verkleinerung der Verdunstungs Oberfläche und einer senkrechten Stellung der Blätter, schliesslich in einer Beschränkung des Durchlüftungssystems, einer eigenthümlichen Beschaffenheit des Zellsaftes und einer festen Struktur der Assimilationsorgane überhaupt.

Uebrigens können mehrere Schutzeinrichtungen, mag ihre Bedeutung einzeln auch noch so gering sein, doch durch Combination, einen hohen Werth erreichen.

Was nun die Spaltöffnungen selbst betrifft, so werde ich weiter unten für eine Reihe concreter Fälle nachweisen, dass ihr Bau thatsächlich in Beziehung zur Feuchtigkeit resp. Trockenheit des Standortes steht. Hier habe ich jedoch noch auf einige Punkte hinzuweisen, die wesentlich bei der Frage nach diesen Beziehungen in's Auge gefasst werden müssen. Es ist offenbar erstlich nicht gleichgiltig wieviele Oeffnungen, die den Wasserdampf in die Atmosphäre entweichen lassen, in der Epidermis vorhanden sind. Schon Unger*) fand, „dass unter sonst gleichen Umständen, die Transpiration eines

*) Anatomie und Physiologie, pag. 334.

Blattes desto grösser ist, je mehr Stomata es trägt, ohne dass dieselbe jedoch mit der Stomatenzahl einfach proportional ist“. Am Ende seiner Arbeit „détermination du nombre des stomates chez quelques végétaux etc.“ *) spricht sich Morren dahin aus, dass bei verwandten Pflanzen die Stomatenzahl in einfachem Verhältniss zum Bedürfniss an Wasser stehe. Czech **), der nach Morren die mühsame Arbeit des Zählens der Spaltöffnungen zuerst wieder aufnahm, kam zu dem Resultate, dass man „bei Pflanzen von ähnlicher Organisation aus der grösseren und geringeren Stomatenzahl auf ein Mehr oder Weniger ihres Bedürfnisses an Wasser schliessen“ könne. Weiss ***), der bei einer grossen Anzahl von Pflanzen die Stomata nicht nur zählte, sondern auch ihre Länge und Breite mass, sowie ihre Grösse und den von ihnen bedeckten Flächenraum bestimmte, glaubte doch am Schlusse seiner Arbeit keine allgemeinen Folgerungen aus den Resultaten ziehen zu dürfen. Besser gelang dies Zingeler †), der nach Pfitzer's ††) Vorgang Beziehungen zwischen den Spaltöffnungen und dem Standorte aufzufinden bestrebt war. Er fand, dass Carices, die besonders feuchte Standorte bevorzugen viele, diejenigen dagegen, die auf trocke-

*) Bulletins de l'académie royale des sciences etc. de Belgique II. Série, tom XVI. No. 12, p. 489 heisst es unter anderen „nous pensons, que l'énergie (d'exhalation des fluides aëriiformes) est proportionnelle aux nombre des organes qui les exécutent“.

**) Untersuchungen über die Zahlenverhältnisse und die Verbreitung der Stomata. Bot. Zeitung 1865, p. 102.

***) Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. IV, p. 125 u. figd.

†) Die Spaltöffnungen der Carices. Pringsh. Jahrb. IX, p. 142.

††) Ueber die Spaltöffnungen der Gräser etc. Pringsh. Jahrb. VII, p. 552.

nem Boden anzutreffen sind, nur wenige Stomata besitzen. — Doch ist die Frage nach den Beziehungen zwischen der Anzahl der Stomata und dem Standorte der Pflanze offenbar weit verwickelter, als es auf den ersten Blick scheint, denn erstlich lassen sich nur Pflanzen mit einander vergleichen, deren Spaltöffnungen gleich gebaut sind, sowohl was den Bau der Schliesszellen selbst, als ihre Anordnung in Bezug auf die Epidermiszellen betr., ferner kommt dabei doch wohl weniger der Raum in Betracht, den die Schliesszellen einnehmen, als vielmehr die Oeffnungsweite der Centralspalte, denn nach alledem was andere beobachtet und was ich an Flächenansichten von Spaltöffnungen gesehen und gemessen habe, ist die Erweiterung der Centralspalte bei verschiedenen Pflanzen den grössten Schwankungen unterworfen. Bei *Lilium Martagon*, *bulbiferum* und *candidum* z. B. beträgt die Oeffnungsamplitude nach Mohl *) 5 bis 8 Mikrom., bei der abgelösten Epidermis von *Amaryllis formosissima*, einer Pflanze mit sehr weiter Spalte, sogar 41 Mikrom., während sie in anderen Fällen weit hinter diesen Grössen zurückbleibt (bei *Acacia melanoxylon* beträgt sie z. B. * 1,5 Mikrom.), ja bisweilen kaum messbar ist. Die Grösse der offenen Spalte, als Fläche betrachtet, variirt natürlich ebenso sehr, doch fehlen darüber eingehende Beobachtungen. Unger **) giebt sie bei *Agapanthus umbellatus* auf 0,000047 □ mm, bei *Ajuga genevensis* auf 0,0000137 □ mm an, es ist demnach bei ersterer Pflanze der 330ste, bei letzterer der 857ste Theil der Blattoberfläche frei, wenn man die durchschnittliche Anzahl der Spaltöffnungen zu Grunde legt.

*) Botan. Zeit. 1856, p. 704.

**) l. c. p. 334.

Um also die Grundlagen zu einer allgemeinen Vergleichung zu finden, musste zum mindesten, neben der Anzahl der Spaltöffnungen, die Maximalweite der Centralpalte berücksichtigt werden. Aber auch dann noch fehlt ein Faktor, der ausschlaggebend mitwirkt, nämlich die Entscheidung der Frage: Geht das Oeffnen und Schliessen aller Stomata gleich leicht vor sich? — eine Frage, die mit der Frage nach der Mechanik des Apparates zusammenhängt, und die nach den wenigen bekannten Daten verneint werden muss. Denn bei einigen Pflanzen sieht man die Spalten nie geschlossen, bei anderen dagegen nie offen, während das Oeffnen und Schliessen selbst, bald überaus schnell, bald langsam vor sich geht.

Aber auch wenn all' dieses feststünde, so scheint die Ableitung von Beziehungen in vielen Fällen an der grossen Variabilität der Spaltöffnungszahlen bei derselben Pflanze zu scheitern. So beträgt nach den Angaben der obengenannten Autoren die Zahl der Spaltöffnungen pro $\square$ mm bei

Ilex bald 105 bald 156 bald 276,

Betula bald 71 bald 237,

Buxus sempervirens bald 136 bald 155 bald 208,

Syringa vulgar. bald 227 bald 330,

Quercus pedunculat. bald 288 bald 438,

auch wechselt die Zahl mit dem Alter der Organe sehr, so zeigen z. B.:

junge Blätter von *Olea europaea* 0 + 1072*)

ältere 0 + 625.

junge ausgebildete Blätter von *Rhododen-*

dron ponticum 40 + 140

mehrfährige 110 + 385

*) Die erste Zahl bezieht sich auf die Blattoberseite.

Diese Verschiedenheit kann nun, wenigstens nach den Erfahrungen von Weiss^{*)} nicht etwa davon abgeleitet werden, dass das Exemplar, an dem die meisten Stomata beobachtet wurden, sehr feucht stand, während das mit nur geringer Stomatenzahl auf trockenem Boden wuchs, denn derselbe hat „die verschiedensten Pflanzen sehr trocken, sehr feucht, sogar von Anfang an in und unter Wasser aufgezogen, nie jedoch eine Differenz in der Zahl oder Grösse gefunden, die nicht ganz wohl noch zwischen die an jeder Pflanze beobachteten Maxima und Minima fiel“^{**)}.

Betrachtet man nun die von Morren, Czech, Weiss und Zingeler beobachteten Zahlen, so findet sich, — und das dürfte das einzige Resultat sein, das sich bis jetzt aus den Zahlenverhältnissen ableiten lässt — dass zwischen gesellig auf demselben Boden nebeneinander vorkommenden Pflanzen im Bau verwandter Species und Arten allerdings einige Analogieen in der Zahl vorkommen, und dass auch ganz allgemein mit der wachsenden Trockenheit des Standortes die Zahl der Spaltöffnungen abnimmt. So beträgt dieselbe pro □ mm bei

<i>Nymphaea alba</i>	0 + 460	} im Wasser.
„ terminal.	0 + 625	
<i>Querc. robur</i>	0 + 346	} feuchte Wälder.
<i>Querc. pedunculat.</i>	0 + 288 (438)	

*) l. c. p. 189.

**) Zingeler behauptet (l. c. p. 242) für *Carex glauca* und Hildebrand (Schwimmblätter der Marsilien etc. Bot. Zeit. 1870, p. 21 u. 22) für *Marsilia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Polygonum amphibium* das Gegentheil. Letzterer erklärt die auffallenden Resultate von Weiss phylogenetisch.

<i>Prunus domestica</i>	0 + 253	} Obstgärten.
„ <i>armeniaca</i>	0 + 228	
„ <i>cerasus</i>	0 + 216	
<i>Amygdalus persic.</i>	0 + 186	
<i>Pirus malus</i>	0 + 246	} Chausseen.
<i>Populus pyramid.</i>	41 + 149	
„ <i>nigra</i>	20 + 115	
„ <i>virginian.</i>	41 + 107	
<i>Pinus silvestris</i>	74 + 84	
<i>Pinus nigricans</i>	56 + 70	} Wälder.
<i>Larix europaea</i>	0 + 39	
<i>Abies pectinata</i>	0 + 98	
<i>Abies canadens.</i>	0 + 112	
<i>Triticum sativ.</i>	47 + 32	} Felder.
<i>Secale cereale</i>	49 + 42	
<i>Avena sativa</i>	40 + 27	
<i>Sedum alb.</i>	49 + 25	} steinige, trockne Stellen.
<i>Sedum acre</i>	21 + 14	
<i>Semperviv. tector.</i>	11 + 14	

Pflanzen, bei denen eine direkte Vergleichung unter einander jedoch kaum zulässig erscheint, da der Bau des Spaltöffnungsapparates fast bei jeder Gruppe ein anderer ist. Doch sind auch hier die Analogieen so geringe, dass ein allgemeines Gesetz sich daraus nicht ableiten lässt. Zudem finden wir in den Tabellen eine Menge Pflanzen, deren Stomatenzahl mit den Standortsverhältnissen in gar keinem Zusammenhange zu stehen scheint, Fälle, bei denen die Oeffnungsweite der Centralspalte voraussichtlich wesentlich ins Gewicht fallen wird. Auch die von Zingeler für die Carices angegebenen Verhältnisszahlen, sind nicht als absolute aufzufassen, da die Stomata der

Carices bald oberflächlich liegen, bald vertieft sind und die Vertiefung selbst eine sehr mannigfaltige ist*). Dennoch sind die von ihm angeführten Zahlen noch die instruktivsten, da sie an einer Reihe von Pflanzen angestellt sind, die wenigstens im Allgemeinen direkt vergleichbar sind. Ich stelle einige seiner Zahlen hier zusammen:

<i>Carex ornithopoda</i>	56, trocken auf Kalk,
<i>C. tomentosa</i>	66, an lichten Orten,
<i>C. montana</i>	69, auf Bergen und Höhen.
<i>C. digitata</i>	61, an schattigen Orten, Gebüsch,
<i>C. vesicaria</i>	103, an feuchten Stellen,
<i>C. flava</i>	161, dito.
<i>C. pallescens</i>	102, an schattigen, feuchten Orten.
<i>C. ampullacea</i>	265, in stehenden Gewässern,
<i>C. glauca</i>	254, an Weihern,
<i>O. paradoxa</i>	244, an feuchten Stellen (Weihern),
<i>C. acuta</i>	367, in Gräben und stehenden Gewässern.

Sehr bemerkenswerthe Resultate erhielt Czech**), der die Zahl der Spaltöffnungen bei je zwei Arten derselben Gattung verglich, von denen die eine an feuchten, die andere an trockenen Standorten angetroffen wird. Er fand, dass bei Arten, die wasserreiche Standorte lieben, die Zahl der Stomata oft recht erheblich höher ist, als bei denen, die auch an trockenen Orten vorkommen. In einzelnen Fällen war die Zahl bei den ersteren um 50% höher (*Brassica lyrata* — *palustris*).

Da Ferdinand von Müller in seiner im Erscheinen

*) l. c. tab. XV. Fig. 2, 5, 6, 17, 23.

**) Bot. Zeit. 1869, p. 821.

begriffenen Eucalyptographie*) bei jeder untersuchten Art der Gattung *Eucalyptus* die Spaltöffnungen gezählt und ihre Vertheilung beschrieben hat, so steht zu erwarten, dass, wenn das Werk vollständig erschienen ist, man durch Vergleichung der Zahlen der Stomata mit den Standortsverhältnissen der Pflanze zu wichtigen Resultaten gelangen wird.

Wesentlich ist auch in einer Reihe von Fällen die Anordnung der Spaltöffnungen. Bei Blattorganen, die das Bestreben zeigen, sich beim Eintrocknen borstenförmig einzurollen, werden die auf der concaven Seite liegenden Stomata durch das Einrollen in eine geschlossene Längsrinne, in der durch das Berühren der Ränder ein „windstiller Raum“ geschaffen wird, eingeschlossen, so dass ein solches Blatt an den Spaltöffnungen selbst der Vertiefungen nicht mehr bedarf. So finden sich denn auch in allen diesen Fällen völlig unvertiefte und ungeschützte, ja bisweilen sogar über die Epidermis emporgehobene Stomata. Erheblich verstärkt wird diese Anordnung auf der concaven Seite borstenförmig sich einrollender Organe, wenn ausserdem Haarbildungen die Spaltöffnungen bedecken. Beispiele für letzteren Fall liefern *Guichinotia ledifol.*, *Thomasia quercifol.* und *macrocalyx*, *Pomaderris phyllicifol.*, *Correa speciosa* u. and.

An den Böschungen von Längsrinnen, die meist mit Haaren ausgekleidet sind, liegen die Stomata bei allen

* *Eucalyptographia a descriptive Atlas of the Eucalyptus of Australia and the adjoining Islands* (1. and 2. Decade). Die dort eingeführten Bezeichnungen *Stomata hypogenous* (on the underside only) und *Stom. heterogenous* (on both sides) scheinen wenig glücklich gewählt, da wenigstens der Terminus *hypogenous* bereits anderwärts vergeben ist.

den Gräsern für die Pfitzer*) nachgewiesen, dass sie Bewohner sehr trockener Standorte sind, sowie bei den Steppengräsern überhaupt. (*Spinifex*, Fig. 26). Sie alle zeigen ausserdem einrollbare Blätter, vereinigen somit sehr vortheilhaft durch diese Anordnung in Längsrinnen die Vortheile des Einrollens überhaupt mit denen der Anordnung in Längsrinnen. Denn, wenn sie sich durch Austrocknen zusammenrollen, so wird „jede solche Einkrümmung die Seiten der an der concav werdenden Oberseite befindlichen Furchen einander nähern, die letzteren somit verengen und so den Austritt von Wassergas noch mehr erschweren.“

An cylindrischen Assimilationsorganen, die schon durch ihre Form**) auf eine Anpassung an ungünstige Feuchtigkeitsverhältnisse hinweisen, finden wir die Ausbildung von Längsrinnen fast regelmässig. Die Spaltöffnungen liegen dann meist an den Böschungen derselben, und ist entweder die Ausgangsöffnung, oder die ganze Rinne mit Haaren oder kurzen Ausstülpungen der Epidermiszellen besetzt. (Fig. 17. 26). Auf dem Boden der Längsrinnen habe ich sehr selten Stomata gefunden (bisweilen bei *Leptomeria*), dagegen findet sich dort oft unterhalb der Epidermis ein Gewebe, das durch seine Dünnwandigkeit zwischen den festen umgebenden Elementen auffällt und dessen Zellwände oft mannigfach verbogen sind. (Fig. 26 glk). Dieses Gewebe fand ich stets chlorophyllfrei, dagegen in einem Falle, bei *Callitris Preissii*, mit einer braunen Masse erfüllt, die ich jedoch nicht näher untersucht habe, da mir frisches Material nicht zur Verfügung

*) Pringh. Jahrb. VII, p. 558.

**) Vergl. oben, p. 159.

stand *). Es spielt offenbar so zu sagen als „elastisches Gelenkpolster“ beim Oeffnen und Schliessen der Längsrinne eine hervorragende Rolle. Die dünnwandigen Zellen können, wenn durch Austrocknen die Rinne zum Schliessen gebracht wird, sich leicht verbiegen und ihre Wände in Falten legen, ohne zu zerreißen oder zu collabiren. Tritt dann wieder Feuchtigkeit hinzu, indem etwaige Niederschläge von der Wurzel aufgesogen und durch den Stamm nach den Assimilationsorganen befördert werden, so öffnet sich die Längsrinne, das „Gelenk-Gewebe“ streckt seine Zellen und der Mechanismus des Oeffnens und Schliessens kann so ohne Verschiebungen oder Verzerrungen in dem Gewebe leicht vor sich gehen. Derartige Längsrinnen waren in allen den von mir beobachteten Fällen mit Haaren etc. ausgekleidet, die in der schon oben **) angedeuteten Weise das Entweichen von Wasserdampf ebenfalls ihrerseits einschränken werden, indem sie die Communication mit der Atmosphäre z. Th. verhindern. Solche Gelenkgewebe fand ich sehr schön ausgebildet bei *Spinifex longifol.*, wo die Dünnwandigkeit und Wellung der Membranen sehr deutlich hervortritt (Fig. 26), ferner bei *Callitris Preissii*, beides Pflanzen der australischen Steppe und des Scrub ***). Bei *Leptomeria*, namentlich aber bei *Exocarpus leptomeroides* und *darystachys* (Fig. 17) besteht der ganze Boden und auch der untere Theil der Längsrinne aus ganz dünnwandigen Zellen, während die oberen Ränder mit enorm stark verdickten Zellen gepanzert sind. Auch diese Pflanzen bewohnen den australischen Scrub.

*) Das untersuchte Exemplar befindet sich im Berliner königl. Herbar.

**) pag. 151.

***) Vergl. die Tabelle.

Die „elastischen Gelenkpolster“ mit deren weiterer Erforschung ich augenblicklich beschäftigt bin, können unter Umständen bei Pflanzen, deren Stomata auf der Unterseite einrollbarer Blätter liegen, durch ein merenchymatisches Gewebe vertreten werden, welches sehr grosse Durchlüftungsräume besitzt. Ein solches Gewebe kann sich ebenfalls sehr mannigfaltig dehnen und zusammenlegen, ohne dass Zerreibungen eintreten werden, denn die Zellen und Zellreihen können in die grossen Interzellularen, in denen Raum genug vorhanden ist, ausweichen. So findet man denn thatsächlich bei Blattorganen, die sich beim Austrocknen zusammenrollen, an der unteren Seite stets ein sehr weitmaschiges Merenchym, das auf wenige Zelllagen beschränkt ist und grosse Durchlüftungsräume besitzt. Ich habe ein solches Merenchym stets beobachtet bei den Blättern von *Grevillea Thelemannian.*, *Thomasia quercifol.*, *macrocalyx*, *Guichinotia ledifol.*, *Pultenaea prostrata*, den *Erica*-arten, *Aotus gracillimus* u. and.; auch bei den *Casuarinen*, die bekanntlich alle*) ihre Spaltöffnungen in Längsrinnen tragen, denen aber ein eigentliches „elastisches Gelenkpolster“ zu fehlen scheint, wird dieses durch weitmaschiges Merenchym vertreten.

An die Anordnung der Spaltöffnungen in Längsrinnen und auf der Unterseite einrollbarer Blätter, schliesst sich die in Krügen an. Auch diese Krüge sind stets mit Haaren ausgekleidet, doch ist ein Schliessen derselben von mir nie bemerkt worden. Ich habe die Krüge von *Nerium*, *Dryandra* und *Banksia* wiederholt der Einwirkung von concentrirtem Glycerin ausgesetzt, ohne jemals

*) Löw, de casuarinarum caulis foliique evolutione et structura, dissertat. berolin. 1865, p. 48, p. 34.

eine Verengung der Krugöffnung beobachtet zu haben, die auch nur irgend erheblich gewesen wäre, denn Verengungen von 1,5—5%, die ich mass, sind doch bei einer Krugweite von 105 resp. 143 Mikrom. keine Verengerungen, geschweige denn Schliessungen zu nennen. Die Oeffnung bleibt eben vorher wie nachher nahezu gleich gross. Uebrigens schliesst schon der Bau der Umgebung eines solchen Kruges die Möglichkeit des Schliessens völlig aus, denn ein dickwandiges, mehrzelliges Epidermalgewebe umgiebt wie eine feste Mauer den Krugrand und ebensowenig, wie sich ein Loch in einem Brette durch Austrocknen des letzteren schliessen kann, so wenig kann an ein Schliessen dieser Krüge gedacht werden. Im Anschluss hieran will ich noch bemerken, dass auch die Eisodialöffnungen der mit stark entwickelter, etwas emporgezogener Cuticularleiste versehenen Schliesszellen des Typus 3 (4) sich ebenfalls, in den von mir beobachteten Fällen wenigstens, nicht schliessen. Die von mir an einigen Acacien angestellten Versuche lieferten negative Resultate, doch kann ein Schliessen der Eisodialöffnung dennoch wohl hin und wieder vorkommen, da im Bau des umgebenden Gewebes, ein Grund, der das Schliessen von vornherein unmöglich machen würde, wie es bei den Krügen der Fall ist, nicht liegt. Jedenfalls wird ein Schliessen nur an eliptischen Eisodialöffnungen mit sehr langer Hauptaxe auftreten, während die ovalen in ihrer Oeffnungsweite konstant bleiben^{*)}. —

*) Bei den Messungen, die entscheiden sollen, ob ein Schliessen der Eisodialöffnung stattfindet oder nicht, ist wohl darauf zu sehen, dass die Messungen nicht an dem durch Lufteinschluss stets dunkel erscheinenden und scharf contourirten Oval, das sich sofort auf jedem Flächenschnitt darbietet, vorgenommen wird, da dies nicht der Umfang der Eisodialöffnung, sondern die Amplitude des Vorhofes ist.

Aus Obigem erhellt, dass nicht nur im anatomischen Bau der Spaltöffnungen die grösste Mannigfaltigkeit herrscht, sondern, dass wir auch, was Zahl und Anordnung betrifft, einer grossen Reihe von Abstufungen begegnen, die, soweit es geht, nach ihrer jeweiligen Anpassung an die Vertheilung der Niederschläge, sowie dem Feuchtigkeitsgehalt des Standortes zu gruppiren und aus diesen Verhältnissen heraus als zweckmässige Anpassungserscheinungen aufzufassen, die Aufgabe des Folgenden sein wird.

Die Fortsetzung vorstehender Arbeit, die Verf. im botanischen Institute der Friedrich-Wilhelmsuniversität in Berlin unter Leitung des Herrn Professor Schwendener unternommen erscheint in der *Linnaea* XLIII. B., 3. und 4. Heft.

Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. *Erica Wilmoriana*. Spaltöffnungsquerschnitt, a Eisodialöffnung, o Opisthialöffnung, c Cuticula (750). — Typus 1.
- Fig. 2. *Pomaderris phyllicifol.* Spaltöffnung, a Eisodialöffnung, o Opisthialöffnung, ct äussere Cuticularleiste (750). — Typus 1.
- Fig. 3. *Caelebogyne ilicifol.* Spaltöffnung, i innere Cuticularleiste, a Eisodialöffnung, ct äussere, emporgezogene Cuticularleiste, o Opisthialöffnung (670). — Typus 4.
- Fig. 4. *Pimelea decussata.* Spaltöffnung, a Eisodialöffnung, v Vorhof, s Centralspalte, t äussere Athemhöhle, w Wallöffnung (430). — Typus 7.
- Fig. 5. *Stirlingia teretifol.* t äussere Athemhöhle, w Wallöffnung, c Cuticula, f Streifung der Membran, n Nebenzellen (330). — Typus 7.
- Fig. 6. *Araucaria brasiliensis.* Spaltöffnung, t äussere Athemhöhle, s Centralspalte, e subepidermaler Bastbeleg mechanischer Zellen (560). — Typus 6.
- Fig. 7. *Olea europaea.* Spaltöffnung, t äussere Athemhöhle, st äussere Cuticularleiste, s Centralspalte, g Gelenkstelle, c Cuticula, g Gürtelkanüle, v Vorhof, b Bastzellen (950). — Typus 6.
- Fig. 8. *Leucadendron decorum.* Eine Schliesszelle der Spaltöffnung, st emporgezogene, äussere Cuticularleiste (430). — Typus 4.
- Fig. 9. *Stypandra frutescens.* Spaltöffnung, w Wallöffnung, t äussere Athemhöhle, s Centralspalte (700). — Typus 8.

- Fig. 10. *Callitris Preissii*. Der oberste Theil einer Längsrinne mit einer Spaltöffnung, r Eingang der Rinne, w Wallöffnung, t äussere Athemböhle, k Ringwall, tr Haar, e subepidermaler Bastbeleg.
- Fig. 11. *Franklandia fucifol.* Spaltöffnung, k Ringwall, st äussere Cuticularleiste, w Wallöffnung, n Nebenzellen, hyp Hypoderm (320). — Typus 8.
- Fig. 12. *Eucalyptus dumos.* Spaltöffnung, v Vorhof, a Eisodialöffnung, s Centralspalte (400). — Typus 5.
- Fig. 13. *Protea mellifera.* Spaltöffnung, v Vorhof, a Eisodialöffnung, c Cuticula, s Centralspalte (das Lumen spaltenförmig) (400). — Typus 5.
- Fig. 14. *Eucalyptus gigant.* Spaltöffnung, v Vorhof, h Hinterhof, a Eisodialöffnung, c Cuticula (450). — Typus 5.
- Fig. 15. *Melaleuca uncinata.* Spaltöffnung, v Vorhof, o Opisthialöffnung, a Eisodialöffnung (450). — Typus 5.
- Fig. 16. *Dioon edule.* Spaltöffnung, t äussere Athemböhle, w Wallöffnung, k Ringwall (320). — Typus 8.
- Fig. 17. *Exocarpus leptomeroides.* Querschnitt durch eine Längsrinne der cylindrischen Assimilationsorgane, r Rinneneingang, tr Haare, sp Spaltöffnung im Längsschnitt (220).
- Fig. 18. *Xantorrhoea hastile.* Spaltöffnung, deren Athemböhle gegen das Pallisadengewebe durch mechanische Zellen verengert ist, c Cuticula, sch Schutzzellen, z Bastzellen des T-Trägers. — Typus 13.
- Fig. 19. *Dicksonia antarctica.* Spaltöffnung (600). — Typus 4.
- Fig. 20. *Livistonia chinensis.* Spaltöffnung, v Vorhof, h Hinterhof, b mechanische Elemente (700). — Typus 2.
- Fig. 21. *Hakea cyclocarpa.* Spaltöffnung, w Wallöffnung, d Ringleiste, t äussere Athemböhle, a Eisodialöffnung, o Opisthialöffnung (420). — Typus 11.
- Fig. 22. *Olea europaea.* Blattquerschnitt, schematisirt, v subepidermale Bastgruppen, e tangentialer Verband derselben durch quergestreckte Bastzellen, st Strebezellen, m gewundene Bastzellen der Blattunterseite, gfb Gefässbündel.

- Fig. 23. *Hakea suaveolens*. Spaltöffnung, w Wallöffnung, t äussere Athemhöhle, a Eisodialöffnung, o Opisthialöffnung, d Ringleiste, z Strebezellen, g Gürtelkanäle (480). — Typus 10.
- Fig. 24. *Hakea suaveolens*. Das Durchlüftungssystem des Blattes schematisirt, l Sammelräume zwischen den Etagen.
- Fig. 25. *Hakea suaveolens*. Ein Theil des Durchlüftungssystems im Querschnitt, g Gürtelkanäle, sp Ort, wo sich die Spaltöffnung befindet (der Pfeil deutet den Weg an, den der Wasserdampf von Innen nach Aussen zurückzulegen hat) (560).
- Fig. 26. *Spinifex longifolius*. Eine Längsrinne der Blattoberseite im Querschnitt, r Rinneneingang, tr Haar, sp Spaltöffnung, p Chlorophyllführendes, kleinzelliges Gewebe, glk elastisches Gelenkpolster (400).

NB. Dem Archegonialentypus gehören Fig. 6, 10, 16, 19 (9), dem Angiospermentypus die übrigen Spaltöffnungsformen an.



A. Tschirch ad nat. del.

Verlag von PAUL PAREY in Berlin.

W. A. Meyn. lith.

